REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 59, nº 21 — Septembre 1952

Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.
Vorsteher: Prof. Dr. A. Portmann.

Untersuchungen über die Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens bei Vögeln

von

Charlotte JOOS

Mit 8 Textabbildungen.

INHALT

EINLEITUNG

Im Jahre 1941 habe ich eine Arbeit über die „Ontogenese des Darmtraktus von *Melopsittacus undulatus* Gould“ veröffentlicht. Bei der Schilderung der Ontogenese des Muskelmagens wurde darauf verwiesen, dass die Entwicklung der Drüsen von der sonst üblichen Entwicklung der Drüsen im Verdauungstraktus abweiche.

Da aber weder die Ergebnisse der beiden Autoren (Cazin 1887 und Cornselius 1925), die sich bisher mit diesem Problem beim Hühnchen beschäftigt hatten, noch die eigenen Befunde an *Melopsittacus* ganz befriedigten, haben wir diese Fragen neuerdings aufgegriffen und, ebenfalls beim Hühnchen, besonders die Histogenese der Drüsenschicht untersucht. Es stand eine lückenlose Reihe von Tieren vom 5.—21. Embryonaltag zur Verfügung. Auch Wellensittich, Star, Amsel, Taube und Wachtel wurden berücksichtigt, doch verfügte ich bei diesen Formen nicht über eine vollständige Reihe von Embryonen. Sie erlaubten aber trotzdem, wenigstens andeutungsweise die Ontogenese des Muskelmagens bei verschiedenen Vogelgruppen als Evolutionsproblem darzustellen.

Die vorliegenden Untersuchungen stehen somit im Zusammenhang mit den Arbeiten von Portmann 1935, 1938, 1942, in denen er durch eine möglichst umfassende Betrachtung der Ontogenese der Vögel Ansätze gewinnt zu einer Gruppierung der Vögel in ein stammesgeschichtliches System. In meiner jetzigen Arbeit wurden vier Ziele verfolgt:

1. Untersuchung der Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens beim Hühnchen.
2. Vergleich der Histogenese des Hühnchens mit derjenigen anderer Vogelformen.
3. Diskussion der Literatur.
4. Vergleich des Vogelmuskelmagens mit dem Reptilienmagen.

MATERIAL UND TECHNIK

Die Hühnereier wurden im Brutschrank ausgebrütet. Zur Präparation des Magens wurden die Embryonen aus dem Ei befreit und sofort in physiologische Kochsalzlösung gebracht. Dort wurde der Muskelmagen herauspräpariert und dann sogleich in die Fixierflüssigkeit von Bouin-Duboscq übergeführt.

Die Einbettung erfolgte in Paraffin.

Gefärbt wurde Hämatoxylin-Heidenhain-Mucicarmin oder Hämatoxylin-Heidenhain-Azan. Die Kernfärbung Hämatoxylin-Heidenhain ist dem Hämalaun vorzuziehen, da sie viel klarere Bilder ergibt.

Die Wellensitticheier entstammen einer seit vielen Jahren in der Zoologischen Anstalt durchgeführten Zucht. Sir wurden von den Elterntieren bebrütet. Die weitere Behandlung war dieselbe, wie bei den Hühnerembryonen. Die Staren-, Amseln-, Tauben- und Wachtelembryonen waren nicht besonders zu diesem Zweck fixiert worden und waren daher uneröffnet geblieben. Die Fixierung des Muskelmagens war deshalb auch nicht überall einwandfrei, sodass nicht alle Stadien brauchbar waren.

Die Ueberwachung der Bruteier, das Herauspräparieren der Muskelmägen, das Herstellen der Schnittserien und ihre Färbung wurde von Frl. Marianne Hedrich mit viel Sorgfalt besorgt. Ich möchte ihr an dieser Stelle meinen wärmsten Dank dafür aussprechen.

1. Kapitel

HISTOGENESE DES HÜHNERMUSKELMAGENS

Als Ausgangspunkt diente der 5 Tg. alte Embryo. Das Epithel ist hoch zylindrisch, 2—3 reihig, mit vielen distal gelegenen Mitosen. Es entspricht der Fig. 19 meiner Arbeit von 1941, nur sind die dort dargestellten zungenförmigen Sekretbildungen beim Huhn noch kaum entwickelt, höchstens in den ersten Anfängen als etwas unebene Zelloberfläche. Auf einem Teil der Schnitte findet sich, wenn sie mit Mucicarmin gefärbt werden, in der Mitte des Lumens ein kleiner, rot gefärbter Sekretfetzen. Er steht aber nirgends in Zusammenhang mit den Epithelzellen und in den Zellen ist auch kein Schleim nachzuweisen.

Am 6. Tg. ist das Epithel etwas höher geworden, es ist jetzt 3—4 reihig, die Kerne liegen nicht mehr so zwanglos wie am 5. Tg. sondern sie sind mit ihren Längsachsen straff nach der Mitte des Magenlumens gerichtet. Die übrigen Verhältnisse sind gleich.

Der 7. Tg. bringt keine Epithelveränderungen und auch am 8. Tg. sind nur kleine Fortschritte zu verzeichnen. Die Sekretzungen sind etwas deutlicher entwickelt, wenn auch noch winzig klein, darüber lagert ein schmales Sekretband, das sich mit Mucicarmin rot färbt. Stellenweise ist es abgerissen und liegt als Knäuel im Magenlumen. In den Zellen ist noch immer keine Mucicarminreaktion zu beobachten, es wäre denn, man dürfte eine leichte

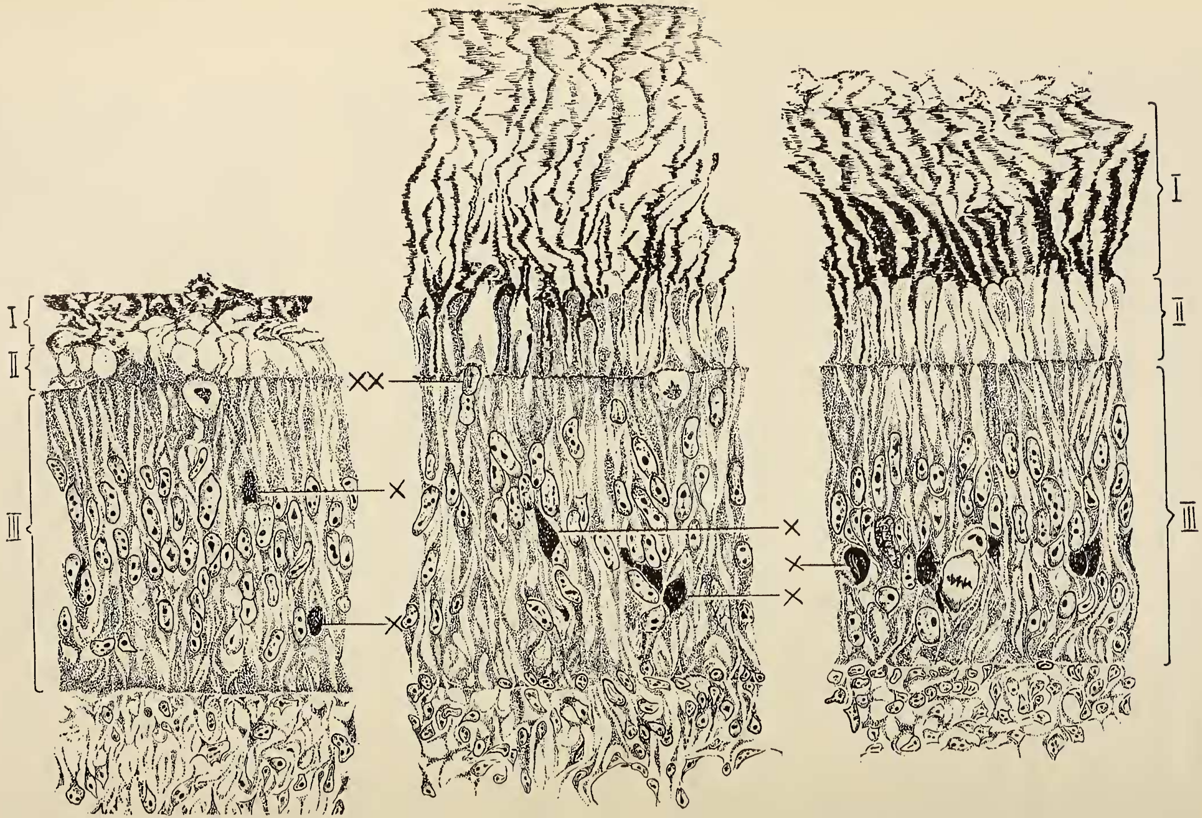


Abb. 1. Muskelmagen, Embryo von 10 Tg., Querschnitt.

Abb. 2. Muskelmagen, Embryo von 11 Tg., Querschnitt.

Abb. 3. Muskelmagen, Embryo von 11½ Tg., Querschnitt.
I = ausgeschiedene Schleimschicht; II = zungenförmige Sekretbildungen; III = Epithel.
Bei × Schleimeinschlüsse. — Bei ×× austretender Kern.

hellrosa Färbung des distal gelegenen Plasmas der Epithelzellen als solche betrachten. Diese Färbung tritt, wenn auch noch zarter und blasser, schon am 6. Tg. auf. Der 9. Tg. erweist sich bezüglich der Sekretzungen und des Sekretbandes nur sehr wenig weiter entwickelt, hingegen ist das Epithel noch etwas höher geworden, es ist jetzt 4—5 reihig.

Am 10. Embryonaltag zeigt sich erstmals innerhalb der Epithelzellen eine positive Schleimreaktion (Abb. 1). Spärlich verstreut



Abb. 4.
Muskelmagen, Embryo von 12 Tg., Querschnitt.

zwar und noch nicht sehr kräftig gefärbt, aber doch deutlich sichtbar, liegen im Plasmakörper einzelner Epithelzellen Schleimeinschlüsse. Die rosafarbene Tönung der lumenwärts gelegenen Zellteile hat sich erhalten, die Sekretzungen sind nun wohl entwickelt und die darüber lagernde Sekretschicht ebenfalls. Sie färbt sich bei Anwendung von Mucicarmin kräftig rot.

Der 11. Tg. bringt eine Zunahme und stärkere Färbung der schleimhaltigen Zelleinschlüsse und gleichzeitig die Erhöhung der über den Sekretzungen lagernden Sekretschicht um ein Mehrfaches (Abb. 2). Mit Mucicarmin färbt sie sich leuchtend rot.

Distal sind die Zellen durch eine sehr deutliche Basalkornreihe abgeschlossen, über der die schlanken keulenförmigen Sekretzungen stehen. Hin und wieder wird die Basalkornreihe durch eine aus dem Epithelverband austretende Zelle durchbrochen (Abb. 2).

Nach $11\frac{1}{2}$ Tg. haben die Schleimeinschlüsse in den Zellen weiterhin an Zahl und Intensität der Färbung zugenommen. Sie liegen ungefähr in der Mitte der Epithelschicht (Abb. 3). Die zahlreichen Mitosen, die bisher nur in dem distal gerichteten Epithel zu finden waren, treten nun erstmals auch in der proximalen Seite auf. Die so gebildeten Zellen beginnen am 12. Tg. in das

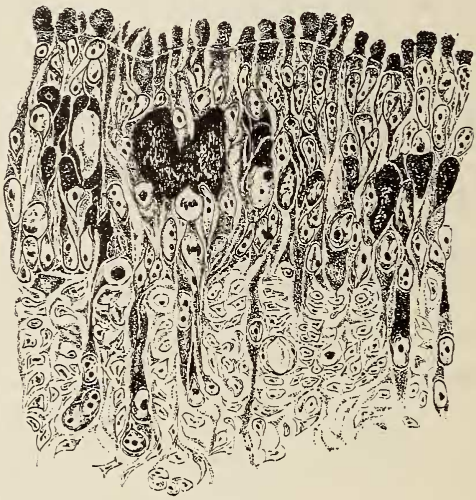


Abb. 5.

Muskelmagen, Embryo von $13\frac{1}{2}$ Tg.
Distal zungenförmige Sekretbildungen. Im Epithel und in den absteigenden Zellen schwarz gehaltene Partien bedeuten Schleimeinschluss.

anschliessende Bindegewebe hinunter zu gleiten (Abb. 4). Die schleimhaltigen Zelleinschlüsse haben noch mehr zugenommen und sind blasig aufgetrieben. Stellenweise hat es auch den Anschein, als ob die aufgeblähten Schleimeinschlüsse den Zellkörper, in dem sie lagen, gesprengt hätten. An Stelle der schlanken Sekretzungen finden sich ebenfalls stark aufgetriebene, kolbenförmige Gebilde, die sich mit Mucicarmin bald tief rot wie die Schleimeinschlüsse, bald mehr schwärzlich oder bräunlich färben. Man darf jedenfalls annehmen, dass es die früheren Sekretzungen sind, denn es sprechen keine Anhaltspunkte dafür, dass es sich um eine Neubildung handelt. Das an den früheren Tagen über dem Epithel lagernde, stark rot gefärbte Sekretband hat sich abgehoben und liegt entfärbt im

Lumen. Zwischen diesem abgehobenen Band und der Epitheloberfläche findet sich stellenweise ein feinkörniger hellbrauner Inhalt.

Nach 13½ Tagen haben sich zu den einzelnen, in die Tiefe geglittenen Epithelzellen weitere hinzugesellt (Abb. 5), sodass sich

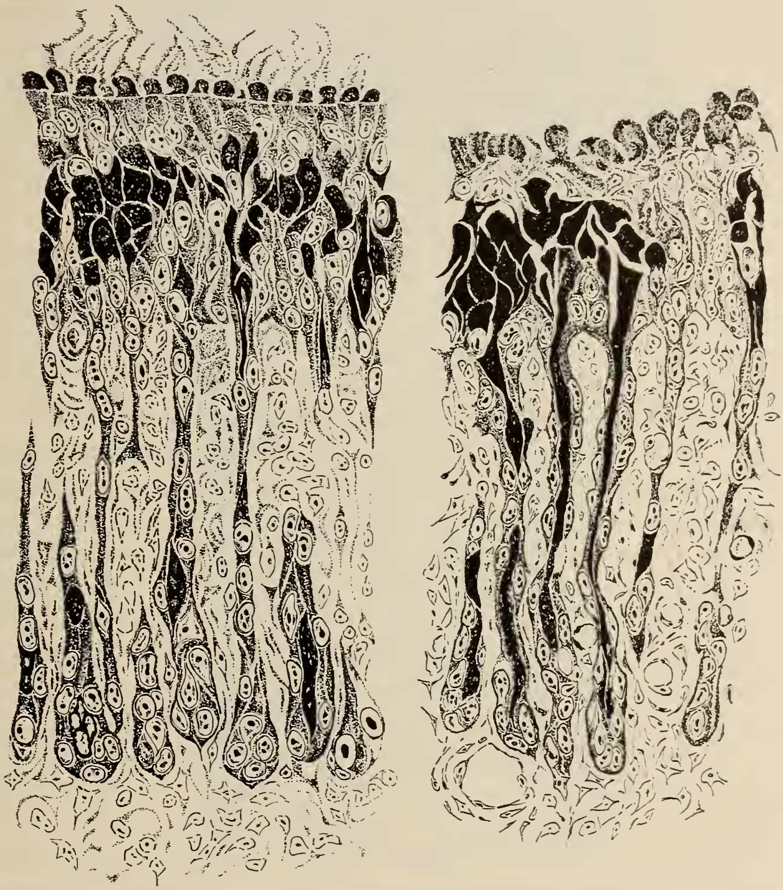


Abb. 6. Muskelmagen, Embryo von 16 Tg., Querschnitt.
Abb. 7. Muskelmagen, Embryo von 17 Tg., Querschnitt.

zapfenartige Gebilde entwickelt haben. Die meisten dieser Zellen enthalten in ihrem Zelleib einen Schleimeinschluss. Die Mitosentätigkeit im proximalen Epithelteil hält weiterhin an und erstreckt sich auch auf die Epithelzapfen, im lumenseitigen Teil hingegen hat sie ganz aufgehört. Die Schleimeinschlüsse in der Mitte des

Epithels sind noch stärker aufgebläht als an den vorhergehenden Tagen, die kolbig aufgetriebenen Sekretzungen sind unansehnlich geworden und färben sich nur noch leicht bräunlich.

Mit dem Wachstum des Magens nehmen die Epithelzapfen an den folgenden Tagen an Länge zu (Abb. 6) und zeigen sich am 17. Tg. als Drüsenschlauch mit durchwegs offenem, mit Schleim gefülltem Lumen (Abb. 7). Das unterhalb der Schleimeinschlüsse in der Epithelschicht gelegene Zellmaterial ordnet sich zu Faltenkuppen, die Schleimeinschlüsse selbst, sowie die oberhalb derselben gelegenen Zellen gehen in Zerfall über. Das endgültige Bild der Epithelfalte und der Faltenkuppen tritt am 18. Tg. noch deutlicher hervor (Abb. 8). Die degenerierten Zellen sind vom übrigen Zellverband abgehoben. Die Schleimsubstanzen umgeben noch immer die Faltenkuppen und füllen die Drüsenschläuche. Im Fundus der Schläuche aber beginnt bereits die Sekretion der keratinoiden Schicht. Einzelne Schläuche sind im Fundus schon ganz frei von Schleim, in andern trifft die keratinoide Sekretion auf noch vorhandene Schleimsubstanzen. Was die Färbung betrifft, so ist von diesem Zeitpunkt an die Methode Hämatoxylin-Heidenhain-Azan am geeignetsten. Der Schleim erscheint leuchtend blau, das keratinoide Sekret hebt sich davon ebenso leuchtend orange ab, wie es für diese Färbung bezeichnend ist. Mit der Hämatoxylin-Heidenhain-Mucicarmin Methode wird das keratinoide Sekret gelblichbraun, hingegen scheinen sich die Schleimsubstanzen in ihrer chemischen Beschaffenheit verändert zu haben. Während sie sich bisher lebhaft rot färbten, reagieren sie auf Mucicarmin nur noch mit einer schwachen Rotfärbung. Die Drüsenschläuche sind am 19. Tg. ganz frei von Schleim, dieser findet sich nur noch über den Faltenkuppen. Aus den meisten Schläuchen ergiesst sich indessen ein feiner keratinoider Sekretstrom in das Lumen, ohne aber noch eine zusammenhängende Schicht zu bilden. In einzelnen Schläuchen beginnt die helle Orangefarbe des keratinoiden Sekretes in ein dunkles Rotorange umzuschlagen, anscheinend handelt es sich um eine stärkere Konzentration der keratinoiden Substanz. Das degenerierte Zellmaterial wird durch den ausfliessenden keratinoiden Strom in das Lumen hinausgetragen.

Die Mucicarminpräparate zeigen gar keine positive Schleimreaktion mehr und das vorher gelb-bräunlich gefärbte keratinoide Sekret wird jetzt tiefschwarz.

Am 20. und 21. Bruttag sind die Drüsenschläuche stärker als bisher von concentriertem, keratinoidem Sekret erfüllt, ohne dass es indessen noch zu einer Schichtbildung im Lumen käme.

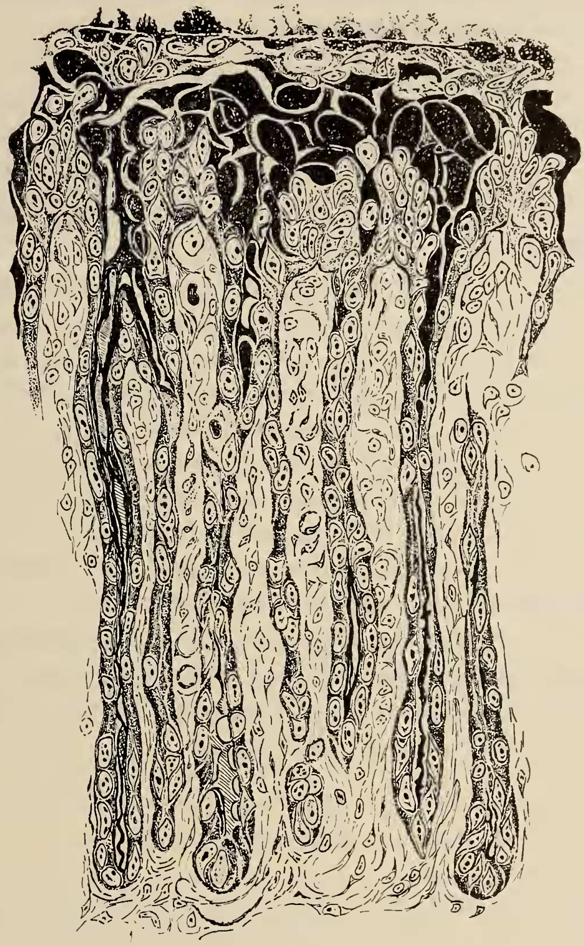


Abb. 8.

Muskelmagen, Embryo von 18 Tg., Querschnitt.
Im Epithel und in den Drüsenschläuchen schwarz gehaltene Partien bedeuten Schleimeinschluss. In Abb. 8 bedeuten die schraffierten Stellen in den Drüsenschläuchen keratinoide Substanz.

In den Mucicarminpräparaten setzt wieder eine Rotfärbung ein, doch handelt es sich um eine Neubildung. Die distalen Teile der

Epithelzellen, welche die Faltenkuppen bilden, sind nun schleimhaltig, eine Erscheinung, die auch dem erwachsenen Tier zukommt.

Rückblickend lassen sich, wenn auch nicht immer ganz scharf voneinander getrennt, folgende Entwicklungsperioden des Hühnermuskelmagens unterscheiden:

1. 5.—9. Embryonaltag: Zylinderepithel, in der Höhe stets zunehmend von 2—3 reihig bis zu 4—5 reihig. Distal sehr mitosenreich. Sekretzungen kaum sichtbar entwickelt. Im Lumen einige kleine, mit Mucicarmin rot gefärbte Sekretfetzen. Im Epithel keine sichtbare Mucicarminreaktion ausser einer blassen Rosafärbung der distal gelegenen Zellteile.
2. 10.—11½. Tg. Deutliche Entwicklung der Sekretzungen. Zahlreiche stark gefärbte Schleimeinschlüsse in den Epithelzellen. Ueber den Sekretzungen, in das Lumen hineinragend, hohe intensiv gefärbte Schleimschicht. Am Ende dieser Entwicklungsperiode erstmals an der Basis des Epithels Mitosen.
3. 12.—17. Tg. Entwicklung der Drüsenschläuche durch Abgleiten von Epithelzellen in das darunter liegende Bindegewebe. Drüsenschläuche mit Schleim gefüllt. Degeneration des oberhalb der Epithelschleimeinschlüsse gelegenen Zellmaterials. Keine Schleimausscheidung mehr in das Lumen.
4. 18.—21. Tg. Beginn und Entwicklung der keratinoiden Sekretion. Degeneration der primären Schleimsubstanzen, Entwicklung einer sekundären und bleibenden Schleimproduktion in den Epithelzellen der Faltenkuppen.

2. Kapitel

VERGLEICH DER ENTWICKLUNG DES HÜHNERMUSKELMAGENS MIT DERJENIGEN ANDERER VOGELFORMEN

Von den übrigen Vogelformen standen vom Wellensittich am meisten einwandfrei fixierte Stadien zur Verfügung. Auch hier ist eine erste Entwicklungsperiode, die sich vom 5.—9. Embryonaltag erstreckt, zu beobachten. Sie gleicht derjenigen des Huhnes, weicht aber doch in einigen Punkten davon ab. Das Epithel bleibt etwas niedriger, es wird höchstens 4 reihig. Die Sekretzungen sind von

Anfang an vorhanden, nicht sehr stark entwickelt aber doch etwas stärker als beim Huhn. Auch aus dem Epithel austretende Kerne sind zu beobachten. Im Gegensatz zum Huhn ist bei Melopsittacus nich die geringste Schleimreaktion zu erkennen, weder im Epithel noch im Lumen. Die zweite Periode erstreckt sich ebenfalls, wie beim Huhn, vom 10. zum 12. Tg. Sie wird charakterisiert durch ein stärkeres Auftreten der Sekretzungen, doch sind sie hier kurz und breit. Die Kernaustritte sind sehr deutlich. Erstmals findet sich auch eine Schleimreaktion in den Epithelzellen, doch sind die Schleimeinschlüsse, verglichen mit dem Huhn, sehr spärlich und nur schwach gefärbt. Im Lumen finden sich einige zusammengeballte, rot gefärbte Sekretfetzen. Die dritte Entwicklungsperiode, die mit dem 13. Embryonaltag eingeleitet wird, zeigt erstmals die Mitosen an der Basis des Epithels und gleichzeitig die ersten Vorstösse der Epithelzellen in das Bindegewebe. Die Schleimreaktion im Epithel hat sich nicht verändert, sie ist noch immer sehr schwach. Die Tätigkeit der Sekretzungen scheint beendet zu sein, teilweise sind sie noch sichtbar, an andern Stellen hingegen sind sie verschwunden. In der Mitte des Lumens lagert eine rot gefärbte Sekretmasse und zwischen dieser und dem Epithel eine feinkörnige Masse.

Der 14½ tägige Keim besitzt schon wohlentwickelte Epithelzapfen, die teilweise einen ganz schwach gefärbten schleimigen Inhalt aufweisen. Die distalen Epithelzellen gehen der Degeneration entgegen, die proximalen Zellen haben aber die Faltenkuppen noch nicht aufgebaut.

Zur Zeit des Abschlusses der Arbeit standen keine weiteren Wellensittichstadien mehr zur Verfügung, sodass, abgesehen von den bereits in der Arbeit von 1941 erwähnten Tatsachen, keine neuen Angaben mehr gemacht werden können über die 4. Entwicklungsstufe, nämlich die genaue Entstehung der keratinoiden Schicht. Die übrigen Formen, Taube, Star, Amsel und Wachtel wurden, wie schon erwähnt, nicht besonders zu diesem Zwecke fixiert, sodass die Ergebnisse nur mit Vorbehalt zu verwerten sind.

Als gesichert darf angesehen werden, dass auch bei Taube, Star und Amsel eine in vier Stufen ablaufende Entwicklung zu beobachten ist.

Am Anfang steht überall das mehrreihige Zylinderepithel mit den distal gehäuft auftretenden Mitosen. Bei der Taube sind die

Sekretzungen schon vom 5. Tg. an sichtbar, zuerst klein, später als ansehnlichere Gebilde verbunden mit auswandernden Kernen.

Vom 10.—11. Tg. lagert über den Sekretzungen eine hohe, mit Mucicarmin rot gefärbte Sekretschicht wie beim Huhn und im Epithel finden sich Schleimeinschlüsse, stärker gefärbt als beim Wellensittich, aber nicht so zahlreich wie beim Huhn.

Um den 12.—13. Tg. beginnt die Entwicklung der Drüsenschläuche, die, in Ermangelung von geeignetem Material, nicht mehr zu Ende beobachtet werden konnten.

Von der Wachtel lagen nur einige wenige Stadien vor, die nicht mit Mucicarmin gefärbt wurden. Hingegen zeigen sich auf einer Entwicklungsstufe, die bereits Epithelzapfen aufweist, mit der Azanmethode sich blau färbende Zelleinschlüsse im Epithel, die sicher als Schleim anzusehen sind. Diese Tatsache wird hervorgehoben, weil später nochmals darauf eingegangen wird.

Bei Star und Amsel zeigt eine erste Entwicklungsstufe vom 5.—6. Tag niedrige Sekretzungen, eine zweite Stufe, die den 7.—8. Tg. umfasst, hohe Sekretzungen, Kernaustritte und ein schmales Sekretband über dem Epithel. Da aber diese Präparate nicht mit Mucicarmin gefärbt wurden, können keine sicheren Angaben gemacht werden über die Schleimreaktion des Sekretbandes noch über Schleimeinschlüsse des Epithels.

Auf Grund meiner Erfahrungen mit *Melopsittacus*, darf aber wohl angenommen werden, dass die Schleimreaktion eher gering wäre.

Am 9. Tg. beginnt die Bildung der Drüsenschläuche, die auch wieder, in Ermangelung geeigneten Materials, nicht zu Ende beobachtet werden konnte.

Zusammenfassend können folgende Punkte hervorgehoben werden:

1. Das Prinzip der Entwicklung der Drüsenschläuche des Muskelmagens ist bei mehreren Vogelgruppen von systematisch verschiedener Stellung dasselbe und darf daher wohl als weitgehend für Vögel geltend angesehen werden. In das Bindegewebe abgleitende Epithelzellen bilden Epithelzapfen. Durch sekundäre Lumenbildung entsteht daraus der Drüsenschlauch.

2. Die Entwicklung verläuft bei allen hier genannten Formen in 4 Etappen. Die erste umfasst ein Stadium hohen Zylinderepithels mit keinen oder nur gering entwickelten Sekretzungen

und ohne Schleimvorkommen, die zweite zeigt stärkere Entwicklung der Sekretzungen, mehr oder weniger starke Schleimreaktion im Epithel und über den Sekretzungen. Im dritten Zeitabschnitt findet die Entwicklung der Drüsenschläuche statt, Degeneration der lumenwärts gelegenen Epithelzellen und der Schleimsubstanzen. Im 4. Zeitabschnitt endlich entsteht die keratinoide Sekretion und die sekundäre Schleimbildung in den Epithelzellen der Faltenkuppen.

3. Die Entwicklung der Drüsenschläuche des Muskelmagens ist so über die Embryonalzeit verteilt, dass die Schläuche, unbekümmert um die Dauer der Embryonalperiode, eben auf den Schlüpftag fertig werden.

4. Was die Schleimproduktion in der zweiten Entwicklungsetappe betrifft, so lassen sich zwei Gruppen unterscheiden. Die eine umfasst Formen mit starken Schleimeinschlüssen in der Mitte des Epithels und mit hoher Schleimschicht über dem Epithel. Sie gehören den rangniedern Nestflüchtern Huhn und Wachtel oder den rangniedrigsten unter den Nesthockern, Taube, an (Portmann 1942.). Die ranghohen Nesthocker Wellensittich, Star und Amsel gehören der andern Gruppe mit kaum sichtbarer Schleimreaktion im Epithel und keiner oder nur sehr schwacher Schleimschicht im Lumen an.

3. Kapitel

DISKUSSION DER LITERATUR

Die bereits bestehende Literatur über die Ontogenese des Muskelmagens bei Vögeln ist in meiner Arbeit von 1941 z.T. schon erwähnt, muss aber, da das Problem jetzt auf breiterer Grundlage erfasst werden kann, nochmals erörtert werden, umsomehr, als in der Zwischenzeit zwei weitere Arbeiten von Sjögren 1941 und 1945 hinzugekommen sind.

Die Ontogenese des Muskelmagens, und zwar beim Huhn, wird erstmals von Cattaneo 1885 beschrieben, allerdings nur bei einem 7 Tage und bei einem 14 Tage alten Embryo. Diese Auswahl begründet er mit folgenden Worten: „Specialmente interessanti mi

si presentarono gli embrioni del 7° e del 14° giorno d'incubazione. Prima del 7° giorno non trovai importanti differenziamenti dello stomaco; e cioè era da prevedersi. Questi caratteri di complicazione gastrica non sono di antica data, anzi sono molto recenti; non solo non sono anteriori al tipo vertebrato, ma non si trovano nei pesci, batraci e rettili, e cominciano propriamente da quei sauri, a cui rimonta il tipo degli uccelli. Sono dunque differenziazioni assai tarde nella filogenia, e quindi è da aspettarsi che siano tarde pur nell' ontogenia.» (S. 150.) Das einzige, was er über den 7 tägigen Muskelmagen zu sagen hat, ist, dass seine Wände von einem einfachen Zylinderepithel bedeckt seien. Die Stadien bis zum 14. Tg. überbrückt er mit der Feststellung, dass sich das Epithel allmählich weiter entwickle, «talchè, al 14° giorno, l'epitelio della porzione pilorica, che prima era liscio, diviene invaginato, formandosi cosi l'abbozzo delle glandule tubulari del gigerio». (S. 150.) Zur Bekräftigung dieser Aussage fügt er eine reichlich schematische Zeichnung bei, auf welcher ein in regelmässige Falten gelegtes Epithel dargestellt wird.

Am Schlusse seiner Ausführungen über die Embryologie betont er nochmals: «Le glandule poi, si nell'echino che nel'gigerio, si svillupano allo stesso modo, cioè per invaginazione dell'epitelio; sono quindi tutte fra di loro omologhe.» (S. 153.) Das Phänomen der Sekretzungen, der Sekretschicht und des Mageninhaltes wird weder auf der Zeichnung dargestellt, noch irgendwo erwähnt.

In seiner sehr ausführlichen und sorgfältigen Arbeit lehnt Cazin 1887 Cattaneo in allen Punkten ab und bezeichnet seine Beobachtungen als oberflächlich. Die Schilderung von Cazin beginnt mit dem 3. Embryonaltag. Zu diesem Zeitpunkt findet er den ganzen Magen von mehrreihigem Zylinderepithel bekleidet, das bis zum 8. Tg. keine Veränderungen erfährt, ausser dass am 5. Tg. die Drüsenmagenanlage vom Muskelmagen abgegrenzt wird, indem sich seine zusammengesetzten Drüsen zu entwickeln beginnen. Vom 8. Tg. an ist die innere Magenoberfläche von einer hellen Substanz bekleidet, die im Muskelmagen stärker entwickelt ist als im Drüsenmagen. Im Muskelmagen zeigt sie nach Fixierung mit Osmiumsäure im Innern dunkle gewellte Linien, die sehr nahe beieinander und senkrecht zum Epithel stehen. Weiter sagt er über dieses Stadium: „On distingue en outre, à la base de ce revêtement, des petits bâtonnets, qui paraissent être en rapport avec les

raies sombres, et qui font saillie au-dessus de la surface interne de la couche épithéliale. » (S. 296-297.) « En examinant des coupes très minces, perpendiculaires à la surface de la muqueuse, on reconnaît que ces bâtonnets ne sont pas autre chose que des prolongements des cellules épithéliales situées plus ou moins profondément, ces prolongements faisant saillie en dehors de la couche épithéliale, de façon à dépasser la limite interne des cellules superficielles. » (S. 297.)

Für den 9. Tg. notiert er stärkere Entwicklung der hellen Substanz mit den dunklen Linien und sagt weiter: « A ce moment, en effet, la couche épithéliale du gésier présente à sa surface un aspect tout à fait hérissé; les bâtonnets sont alors très développés et la plupart d'entre eux se terminent par une extrémité renflée, ressemblant ainsi à de petites massues. » (S. 299.) Am 10.—11. Tg. beobachtet er keine Neuerungen, für das Ende des 12. Tg. hingegen sagt er: « Dans le gésier, on voit nettement, après douze jours d'incubation, l'ébauche des tubes en cul-de-sac qui doivent donner naissance aux colonnettes du revêtement coriace, et, sur des coupes perpendiculaires au plan de la muqueuse, la couche épithéliale présente des ondulations correspondant aux soulèvements qui se produisent à la surface de la couche conjonctive sous-jacente. » (S. 300.)

Am Ende des 13. Tages schreibt er: « A ce moment les connexions existant entre le revêtement interne de l'estomac et l'épithélium sous-jacent ne sont plus aussi nettes que pendant les jours précédents, ... les raies sinueuses du revêtement ne sont plus, comme précédemment, en rapport immédiat avec les cellules épithéliales, et le revêtement est constitué dans sa partie profonde par une zone granuleuse, irrégulière, reposant immédiatement sur la surface interne de la couche épithéliale. Il devient évident, à ce moment, que le revêtement stomacal, apparu au huitième jour de l'incubation, n'est qu'un revêtement provisoire, destiné à disparaître lorsque l'organisation de la couche épithéliale aura subi elle-même une transformation complète. » (S. 301.)

Für den 14. Tg. bemerkt er schon eine beachtenswerte Weiterentwicklung der Schläuche; auf schiefen Schnitten sehe man in Abständen ringförmige Gebilde, nämlich Schnitte durch die in Bildung begriffenen Drüsenschläuche. Ferner sagt er: « Les cellules épithéliales, au lieu d'être, comme au début, superposées et juxtaposées

les unes aux autres et de former une couche dense et homogène, sont maintenant disposées en groupes à peu près cylindriques, perpendiculaires au plan de la muqueuse, et séparés les uns des autres par des cloisons de tissu conjonctif qui se sont développées aux dépens de la couche conjonctive sousjacente. » (S. 302.)

Am Ende des 14. Tg. ist die neue Anordnung der Zellen noch deutlicher und die freie Oberfläche der Epithelzellen ist hell, granuliert, der Kern befindet sich im untern Teil. Die Sekretzungen betreffend sagt er: « Quant aux bâtonnets qu'on observait aux jours précédents, ils se sont confondus avec l'extrémité inférieure des lignes sombres qui leur faisaient suite, et l'on peut encore les distinguer, bien que leur forme soit complètement altérée. » (S. 302.)

Die Bildung der Schläuche fasst er nochmals mit folgenden Worten zusammen: „... je puis dire que ces tubes ne sont pas produits simplement par un bourgeonnement périphérique de la couche épithéliale; ils sont, si je puis m'exprimer ainsi, disséqués, dans l'épaisseur même de la couche épithéliale, par les travées conjonctives, qui s'enfoncent de dehors en dedans, en s'insinuant entre les cellules épithéliales, jusqu'à la base des cellules qui forment le revêtement des saillies superficielles s'élevant dans les intervalles des tubes en cul-de-sac.“ (S. 303.)

Für den 16. Tg. beschreibt er die mit der Epithelschicht fertig ausgekleideten Drüsenschläuche und die keratinoide Schicht im Lumen, deren Struktur am 20. Tg. derjenigen des erwachsenen Tieres gleicht, nur ist sie noch weicher und weniger hoch. Kurz vor dem Schlüpfen sagt er von den Zellen der Faltenkuppen: „... elles ont tout à fait l'aspect de cellules à mucus“.

Leider lassen sich die Angaben von Cazin nicht zu einem ganz sicheren Vergleich mit den Befunden dieser Arbeit heranziehen, weil, wie in meinen Untersuchungen von 1941 bereits erwähnt wird, die Bildtafel mit den Abb., auf die er verweist, fehlt. Die von Cazin beschriebenen Frühstadien stimmen mit unsern Beobachtungen überein, nur gibt er die Schleimschicht, um diese wird es sich wohl handeln bei der Schicht mit den dunklen Wellenlinien, und die Sekretzungen schon für den 8. Tg. an, während sie hier erst am 10. Tg. in nennenswerter Ausbildung gefunden werden konnten. Der Beginn der Drüsenschlauchentwicklung deckt sich wieder genau mit den vorliegenden Untersuchungen.

Das Abheben der Sekretschicht und der Sekretzungen scheint richtig beschrieben, hingegen findet Cazin die keratinoide Sekretion schon vom 16. Tg. an, wir beobachten sie erst am 18. Tg. Von Schleimreaktionen in den Drüsenschläuchen oder im primären Epithel sagt er gar nichts, da er anscheinend keine speziellen Schleimfarbstoffe benützt hat.

Ueber den Entwicklungsmodus der Drüsenschläuche soll an dieser Stelle noch nichts gesagt werden, es soll etwas später geschehen im Zusammenhang mit den übrigen Arbeiten.

Auch Cornselius 1925 beginnt seine Untersuchungen mit einem 3 tägigen Hühnerembryo. Er beschreibt das Epithel von diesem Zeitpunkt an bis zum 9. Tg. als mehrreihig mit vielen Mitosen. Gegen das Lumen schliesse es mit einer zarten glatten Linie ab. Für den 9. Tg. gibt er das Auftreten einer kutikularen Differenzierung an, die aussehe wie zarte, unregelmässige Wimperflammen. Diese sollen durch Verkleben feiner Stäbchen während der Fixierung entstanden sein. Mit dem Auftreten der Wimperflammen beschreibt er auch die Basalkornreihe an ihrer Basis und eine Sekretschicht im Lumen. Damit wird wohl die in dieser Arbeit beschriebene Schleimschicht gemeint sein. Er bezeichnet sie als ferment-(eiweiss)-haltiges Sekret, das die im Magen liegenden Dottermassen resorbiere. Seine weiteren Beobachtungen über das Schicksal der Wimperflammen und der Sekretschicht sind zweifellos richtig. Von den Wimperflammen sagt er, dass sie an den folgenden Tagen breiter und kürzer würden, am 16. Tg. seien sie nur noch als niedrige, kappenartige Bildungen zu erkennen. Die Sekretschicht hingegen hebe sich zwischen dem 12. und 14. Tg. von der Epithelschicht ab.

Ueber den Vorgang der Drüsenschlauchbildung sagt er wörtlich: „Am 14. Bebrütungstage ordnen sich nämlich die unregelmässig in mehreren Reihen übereinander angeordneten Epithelkerne mehr oder weniger deutlich in zwei Lagen an, und einzelne Epithelzellen drängen an der Basis nach dem Unterschleimhautbindegewebe, der späteren Tunica propria, vor. Das Schleimhautepithel ist daher an seiner Basis nunmehr wie in Zipfel ausgezogen, und diese Fortsätze werden während der folgenden Tage länger und länger; in ihnen werden vom 16. Tage an Kerne sichtbar. Charakteristisch für den Vorgang der Faltenbildung sind ausserdem kleine Spalträume, die vom 15. Tage ab sich häufiger finden, am 14. Bebrütungstage jedoch im Schleimhautepithel noch sehr spärlich

auftreten. Der 16. Tag der Bebrütung zeigt im Magenepithel langgestreckte Spalträume als Andeutung der späteren Drüsenschläuche. Die Schnitte durch den Embryonenmagen von 17½ Tagen Bebrütung weisen die Drüsenschläuche schon fertig angelegt auf, d.h. sie sind mit einem einschichtigen Epithel ausgestattet und sind tief in das Bindegewebe eingesenkt." (S. 554.) Dazu gibt er zwei recht schematische Abbildungen Fig. 25 und 26, S. 554.

Die Arbeiten von Cattaneo und Cazin sind Cornselius bekannt. Bei Cattaneo erwähnt er in einigen Worten den dort beschriebenen Entwicklungsvorgang, nimmt indessen nicht Stellung dazu. Bei Cazin geht er auf den Entwicklungsmodus überhaupt nicht ein, setzt sich jedoch mit ihm auseinander wegen der Mehr- oder Einschichtigkeit des Epithels im embryonalen Magen. Cazin benützt den Ausdruck „plusieurs rangs de cellules" was Cornselius mit „mehreren Schichten" übersetzt und als falsch bezeichnet, das Epithel sei mehrreihig. Nun gibt aber Cazin in der einzigen embryonalen Abb. 29, die sich allerdings auf den Drüsenmagen bezieht, ein richtig gezeichnetes mehrreihiges Epithel wieder, obwohl er in der Beschreibung den Ausdruck „plusieurs rangs de noyaux" benützt. Demnach wäre der Einwand von Cornselius nicht gerechtfertigt.

Sjögren 1941 beschreibt die Embryonalentwicklung des Magens beim Huhn. Histologisch geht er hauptsächlich auf den Drüsenmagen ein. Vom Muskelmagen sagt er nur: „Die Drüsen des Muskelmagens bilden sich etwas später (als diejenigen des Drüsenmagens) aber in derselben Weise wie die einfachen Drüsen des Drüsenmagens". Von diesen letzteren sagt er: „In dem mehrreihigen Epithel ordnen sich die Zellkerne zu zwei Reihen. Von der tieferen Reihe her kommt es dann zur Bildung von kleinen Ausbuchtungen, diese veranlassen die Entstehung von Epithelzapfen. die ihrerseits zu tubulösen Drüsen umgestaltet werden".

Was die Literatur betrifft, so erwähnt er Cazin und verneint dessen Ansicht, dass das Bindegewebe der aktive Teil sei bei der Bildung der Drüsenschläuche, unterstützt hingegen die Ansicht von Cornselius.

Auf irgendwelche Einzelheiten bezüglich Sekreterscheinungen geht er nicht ein. Er gibt einige Abb. des embryonalen Muskelmagens, doch kann man nicht viel daraus ersehen, da es sich um photographische Reproduktionen von Schnitten handelt.

1945 hat Sjögren eine Arbeit über die Embryonalentwicklung des Sauropsidenmagens veröffentlicht. Abgesehen von den Reptilien beschreibt er die Embryonalentwicklung des Drüsen- und Muskelmagens bei einer grossen Anzahl von Vögeln. Seine Angaben sind aber sehr lückenhaft, bald morphologischer, bald histologischer Natur. Ueber die Entwicklung der Drüsenschläuche des Muskelmagens erfährt man gar nichts. Er erwähnt nur an einigen Stellen das frühembryonale, mehrreihige Zylinderepithel mit „cuticularen Bildungen", an anderen Stellen die fertigen Schläuche, ohne genauer darauf einzugehen.

Rückblickend erkennt man, dass bei allen Autoren, einschliesslich meine eigene Arbeit von 1941, eine Unsicherheit besteht im Erkennen der Drüsenschlauchbildung. Die Ergebnisse von Cattaneo sind von Cazin ausgiebig diskutiert worden. Cazin selbst hat, soviel aus seinen Darlegungen ohne Bilder zu entnehmen ist, etwas Aehnliches gesehen, wie ich selbst beim Wellensittich in der Arbeit von 1941. Während das Bindegewebe sich scheinbar vorschiebt, erscheint das Epithel eher passiv. Bei Cornselius sind Ansätze zu richtiger Betrachtung der Situation vorhanden. Seine Abb. 25 zeigt das Stadium der ersten vorstossenden Epithelzellen. Seine Interpretation ist aber falsch, denn er sagt dazu, das Epithel sei an der Basis in Zipfel ausgezogen. Seine folgenden Darlegungen von den stets länger werdenden Zellzipfeln, die zuerst kernlos sind, dann aber plötzlich Kerne aufweisen, sind eine histologische Unmöglichkeit. Die Spalträume im Epithel in seiner Fig. 26 sind Schleimvakuolen, die, wenn keine Schleimfarbstoffe benützt werden, als Hohlräume erscheinen. So schlecht Abb. 26 auch sein mag, so ist es doch unzweideutig das Stadium der Epithelzapfen.

Sjögren sagt zwar nichts Unrichtiges über die Drüsenschlauchentwicklung, aber er umgeht sie in merkwürdiger Weise und was er darüber sagt, scheint eher von Cornselius übernommen. Die Handbücher der Vogelkunde Stresemann 1927/34 und Groebbels 1932-37 erwähnen die Entwicklung des Muskelmagens überhaupt nicht. Im Traité de Zoologie wird von J. Pasteels 1950 meine Arbeit von 1941 angeführt.

Die zahlreichen Arbeiten, die sich mit dem adulten Muskelmagen befassen, sind hier nicht berücksichtigt worden. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, dass es sich bei der eigentlichen Drüsenbildung nicht um einen grundsätzlich andern Vorgang, als wie er

sonst im Darmtraktus vorkommt, handelt. Durch vermehrte Mitosentätigkeit an der Basis des Epithels werden die Zellen in das Bindegewebe vorgeschoben. Es handelt sich also um eine Art Knospung, den Vorgängen im Oesophag am ehesten vergleichbar, während die zusammengesetzten Drüsen des Drüsenmagens und die Darmkrypten sich durch Einfaltung des Epithels bilden.

Diese Entwicklung ist so schwer zu entziffern, weil die meisten Querschnitte durch den Muskelmagen in dem Zeitpunkt, in welchem die Bildung der Drüsenschläuche erfolgt, ein eigentlich chaotisches Bild zeigen, aus welchem man bestenfalls glaubt stellenweise etwas herauslesen zu können oder zu müssen.

Um weitere Klarheit über den Aufbau dieser Drüsenschicht zu erhalten, wurde ein Entenmagen parallel zu den Sehnenspiegeln aufgeschnitten, die keratinoide Schicht abgehoben und die darunter liegende Schleimhaut unter dem Binokular betrachtet. Sie bildet Falten, die sich zu einem unregelmässigen Gitterwerk vereinigen, zwischen welchem Vertiefungen liegen. Hebt man ein Stück der Drüsenschicht heraus, so sieht man die Drüsenschläuche eng aneinander liegen, jede Vertiefung im Gitterwerk entspricht einer Ausfuhröffnung eines Drüsenschlauches. Dabei muss allerdings gesagt werden, dass es sich bei diesen Schläuchen um Schlauchbündel handelt, denn die Enten gehören zusammen mit Hühnern und Gänsen zu den Formen, bei denen eine gewisse Anzahl von Einzelschläuchen zu einem Bündel vereinigt sind, das von einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle umgeben ist. Cornselius hat bei einer Tafelente bis zu 15 Schläuchen in einem Bündel gefunden, doch sollen bei andern Enten bis zu 40 gezählt worden sein.

Im Gegensatz dazu sieht man bei einem in derselben Weise eröffneten und unter dem Binokular betrachteten Amselmagen in der Drüsenschicht nicht die geringste Struktur; sie zeigte sich als einheitliche weissliche Masse. Das rührt wohl davon her, dass die einzelnen Drüsenschläuche sehr kleine Gebilde sind, die in grosser Zahl dicht gedrängt die Wände des Muskelmagens überziehen. Der Entenmagen zeigt dieses Bild gleichsam vergrössert. Dazu kommt noch, dass einzelne Gruppen von Vögeln eigene Lagerungstypen ihrer Drüsenschläuche haben. Die Kleinheit der einzelnen Schläuche, die dicht gedrängte Lagerung und das S-förmig gebogene Magenlumen lassen es verständlich erscheinen, dass auf Querschnitten Drüsenschläuche nur selten so getroffen werden,

dass sie in ihrem ganzen Verlauf verfolgt werden können, dagegen wird man alle erdenklichen Möglichkeiten von angeschnittenen Schläuchen finden. Diese sind dann, da die Zellen zur Zeit der Entwicklung noch nicht ausdifferenziert sind, nur schwer oder gar nicht zu erkennen. Man darf wohl sagen, dass es selbst bei sorgfältigster Orientierung dem glücklichen Zufall überlassen bleibt, ob man klare Verhältnisse trifft oder nicht. Auf keinem Querschnitt sind sie im ganzen Umkreis des Epithels zu finden. Meine eigenen Untersuchungen von 1941 sowie diejenigen von Cazin scheiterten an der ungünstigen Schnittrichtung, diejenigen von Cornselius eher infolge schlechter Fixierung und Färbung. Neben der günstigen Schnittrichtung ist auch die gute Fixierung von äusserster Wichtigkeit. Die schon früher erwähnten Staren- und Amselembryonen, die ganz fixiert worden waren, ergaben Muskelmagenbilder, die aussahen, als ob das Mesoderm die Drüsenschläuche bilden würde und das Entoderm nur die Faltenkuppen.

4. Kapitel

VERGLEICH DES VOGELMUSKELMAGENS MIT DEM REPTILIENMAGEN

Da die Histogenese nicht nur als solche, sondern als Evolutionsproblem dargestellt werden soll, so wurde auch noch der Reptilienmagen berücksichtigt. Es sind allerdings keine eigenen Schnitte angefertigt, sondern nur die in der Literatur erreichbaren Angaben benutzt worden. So verschieden der Magen bei den verschiedenen Reptilienformen auch aussehen mag, so lassen sich doch immer zwei Teile unterscheiden, der kraniale Magenkörper und die caudale Pars pylorica. Auf die Streitfrage, ob der Magenkörper wirklich dem Drüsenmagen der Vögel entspricht und die Pars pylorica dem Muskelmagen, will ich nicht eingehen, denn es würde den Rahmen dieser Arbeit überschreiten. Sjögren verneint diese Uebereinstimmung, während frühere Autoren diese Annahme unterstützten. Es soll aber auf einige Punkte hingewiesen werden, die das Problem vielleicht in einem neuen Lichte erscheinen lassen.

Ueber die Ontogenese der Epithelschicht des Reptilienmagens waren nur bei Sjögren Angaben zu finden. Das Ausgangsstadium

ist ein mehrreihiges Zylinderepithel mit einer Kutikula, bevor die Magendrüsen gebildet werden. Die Drüsenbildung beginnt zuerst im Magenkörper in Form von Grübchen, erst später in der Pars pylorica in Form langgestreckter Zapfen. Es wäre dies eine Parallelerscheinung zu der Entwicklung des Drüsen- und Muskelmagens bei Vögeln. Auf weitere Einzelheiten geht er nicht ein.

In einer Arbeit von BEGUIN 1902 finden sich histologische Angaben über den adulten Reptilienmagen. Die Pylorusdrüsen unterscheiden sich grundsätzlich von den Drüsen des Magenkörpers. Sie sind kürzer als jene, weniger zahlreich und meist einfach. Das Oberflächenepithel und die Drüsenzellen sind schleimhaltig, doch bestehen färberische Unterschiede zwischen beiden und beide miteinander reagieren anders als die wirklichen Schleimbecher des Oesophags, sodass BÉGUIN annimmt, es handle sich um Substanzen, welche dem Schleim verwandt seien. Er hat allerdings keine Schleimfärbung mit Mucicarmin vorgenommen, sondern mit Eosin, Bismarkbraun und Safranin. Die Eidechsen bezeichnet er, bezüglich der Magendrüsen überhaupt, d.h. sowohl im Pylorus als im Magenkörper, als am primitivsten, da zwischen Oberflächen- und Drüsenepithel oft kein deutlicher Unterschied bestehe. Die Schlangen und Schildkröten seien in dieser Beziehung höher entwickelt. Wenn auch noch weitere, hauptsächlich histogenetische Untersuchungen bei Vögeln und Reptilien nötig sind, so zeichnen sich doch zweifellos jetzt schon gewisse Parallelerscheinungen ab, die vielleicht bei den Vögeln als Nachklang an die Reptilienzustände zu werten sind. Es soll hier zunächst auf die zeitliche Aufeinanderfolge bei der Drüsenbildung hingewiesen werden, die beim Reptil im Magenkörper zuerst beginnt, während die Drüsen der Pars pylorica später gebildet werden. Auch beim Vogel beginnt die Drüsenbildung zuerst in dem, dem Oesophag näher gelegenen Teil, im Drüsenmagen, erst später im Muskelmagen. So wenig eingehend sich SJÖGREN auch mit der Art der Drüsenbildung befasst, so erwähnt er doch im Magenkörper Grübchen, worunter man wohl Epitheleinfaltungen verstehen darf, wie sie im Drüsenmagen der Vögel vorkommen, und in der Pars pylorica Epithelzapfen, wie im Muskelmagen.

Die Angaben über das erwachsene Reptil lassen erkennen, dass die Drüsen der Pars pylorica, die äusserlich gesehen den Drüsen des Muskelmagens gleichen, zeitlebens Schleimdrüsen bleiben, doch

bahnt sich bereits etwas Neues an, nämlich die Bildung des keratinoiden Sekretes, daher die unterschiedliche Reaktion auf Schleimfarbstoffe. Vielleicht würden Färbungen von Reptilienmägen nach denselben Methoden, wie sie bei Vögeln angewendet wurden, überraschende Resultate ergeben.

Die merkwürdige und, man ist fast versucht zu sagen, unnötige Schleimproduktion bei der Entwicklung des Vogelmuskelmagens darf im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes als Wiederholung eines Ahnenzustandes angesehen werden, umsomehr, als sich die starke Schleimbildung bei den Formen findet, die auch von PORTMANN auf Grund anderer Merkmale als primitiv betrachtet werden. Bei höher entwickelten Formen geht sie deutlich zurück.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung der Histogenese der Drüsenschicht des Vogelmuskelmagens und ihre evolutive Deutung.

1. Kapitel schildert die genaue Histogenese des Muskelmagens beim Hühnchen und kommt zu der Unterscheidung von 4 Entwicklungsetappen im Verlaufe der Embryonalzeit.

2. Kapitel vergleicht die Histogenese beim Hühnchen mit derjenigen anderer Vogelformen und findet auch hier dieselben 4 Entwicklungsetappen im Verlaufe der Embryonalzeit. Sie verteilen sich, unbekümmert um die Dauer der Brutzeit, so über die Embryonalperiode, dass die Drüsenschicht immer gerade auf den Schlüpfmoment fertig entwickelt ist. Gleichzeitig ist aber zu beachten, dass bei allen Formen, die später als am 14. Tg. schlüpfen, der Beginn der Drüsenbildung spätestens auf diesen Zeitpunkt fällt, gleichgültig wieviel Bruttage sich noch anschliessen. Ueber die sich hieraus ergebenden Schlussfolgerungen wurde in meiner Arbeit von 1941 S. 64/65 berichtet. Bezüglich der Schleimproduktion in der 2. Entwicklungsetappe lassen sich zwei Gruppen unterscheiden. Formen mit starker Schleimproduktion gehören den rangniedern Nestflüchtern oder den rangniedrigsten Nesthockern an. Schwache Schleimproduktion ist ein Merkmal ranghoher Nesthocker.

3. Kapitel befasst sich mit der bisher über dieses Thema erschienenen Literatur. Keiner der Autoren hat die Entwicklung der Drüsenschicht vom Anfang bis zum Ende einwandfrei dargestellt.

4. Kapitel vergleicht gewisse Vorgänge bei der Entwicklung des Vogelmuskelmagens mit dem Reptilienmagen und kommt zum Schluss, dass sie, unter Vorbehalt weiterer Untersuchungen vielleicht als Nachklang an Reptilienzustände zu werten sind.

ZITIERTE LITERATUR

1902. Béguin, F., *Contribution à l'étude histologique du tube digestif des Reptiles.* Rev. Suisse de Zool., tome 10.

1885. Cattaneo, G., *Istologia e sviluppo dell'apparato gastrico degli uccelli.* Atti Soc. ital. Sci. nat. 27.

1888. Cazin, M., *Recherches anatomiques, histologiques et embryologiques sur l'appareil gastrique des Oiseaux.* Annal. Sci. natur. Zool., VII, S. 4.

1925. Cornselius, C., *Morphologie, Histologie und Embryologie des Muskelmagens der Vögel.* Gegenbaur's Jb. 54.

1932-37. Groebbels, F., *Der Vogel.* Bd. I, II. Berlin.

1941. Joos, Ch., *Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese des Darmtraktus von Melopsittacus undulatus Gould.* Verh. d. Naturf. Gesellsch. Basel, Bd. LIII, 1941-42.

1950. Pasteels, J., in *Traité de Zool.*, v. Pierre-P. Grassé. Tome XV, S. 479.

1935. Portmann, A., *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheoretica, Series A., Vol. I, Pars 1-2.

1938. —— *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.* Rev. Suisse de Zoologie, Tome 45, No. 6.

1942. —— *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.* Rev. Suisse de Zoologie, Tome 49.

1941. Sjögren, S. J. *Ueber die Embryonalentwicklung des Magens beim Huhn.* Morphol. Jb. Bd. 86.

1945. —— *Ueber die Embryonalentwicklung des Sauropsidenmagens.* Acta anatomica, Supplementum II.

1927-34. Stresemann, E., *Aves. Handbuch der Zoologie* von W. Kükenthal, 7. Bd., 2. Hälfte.